

ОБ УСТОЙЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ СПЕЦИФИЧНЫХ ЭКТОПАРАЗИТОВ КОЛЮШКИ К ИЗМЕНЕНИЯМ СОЛЕВОГО РЕЖИМА

Л. С. Исаков

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В работе подводятся итоги экспериментальному изучению устойчивости эктопаразитов колюшек к изменениям солевого режима и к введению в организм этой рыбы насыщенного раствора поваренной соли.

Колюшки родов *Gasterosteus* и *Pungitius* представляют большой интерес для экологической паразитологии. Причина этого их эвригалинность, позволяющая существовать в водоемах с самым разнообразным солевым режимом: морским, солоноватоводным и пресноводным. Паразитологические исследования показали, что на колюшках паразитирует определенный контингент специфичных паразитов, встречающихся во всех водоемах, независимо от их режима, но есть и неспецифичные паразиты, характерные только для данного водоема. Чтобы выяснить, являются ли специфичные паразиты, встреченные и в море и в пресных водоемах, представителями одного вида или при отсутствии морфологических отличий они имеют какие-либо различия в физиологии, Исаков и Шульман (1956) приняли ряд экспериментов. Поскольку результаты их представляют определенный интерес, вкратце излагаем их в данной статье.

Трехиглые и девятииглые колюшки, взятые из Сумской губы Онежского залива Белого моря, где соленость во время проведения экспериментов колебалась от 12 до 16‰, были помещены в пресную воду. При этом все их эктопаразиты — инфузории рода *Trichodina* (*T. domerguei* subsp. *domerguei*), *Gyrodactylus* (*G. arcuatus* и *G. bychowskyi*) — моногенетические сосальщики и, по-видимому, паразитические веслоногие рачки *Thersitina gasterostei* впали в состояние оцепенения. Цитоплазма у триходин и ткани у гиродактилюсов стали грубозернистыми и заметно потемневшими, сами животные были совершенно неподвижны. У веслоногих раков мы смогли заметить только утерю подвижности.

Через 4 минуты после помещения рыб в пресную воду это оцепенение стало постепенно проходить: среди паразитов на плавниках и жабрах появились подвижные формы. При этом подвижные формы в большем количестве встречались у представителей рода *Gyrodactylus*. Через 30—60 минут почти все паразиты стали подвижными. При помещении этих колюшек обратно в морскую воду эктопаразиты опять впали в состояние оцепенения, однако вышли из него уже значительно быстрее: через 4 минуты почти все паразиты были подвижны. Многократная пересадка колюшек из морской воды в пресную и из пресной в морскую привела к тому, что длительность состояния оцепенения у ее паразитов не превышала 4 минут.

Эти опыты показали, что специфичные эктопаразиты колюшки переносят резкое изменение солевого режима; при этом многократное воздействие резких изменений солевого режима приводит к тому, что эктопаразиты колюшек легче переносят эти изменения и быстрее выходят из со-

стояния оцепенения. Так как живущие в море колюшки довольно часто могут проникать в более опресненные участки и даже реки, то их эктопаразиты, подвергающиеся частому воздействию изменения солевого режима, хорошо приспособились к ним.

Чтобы установить, что эктопаразиты колюшек, живущих в пресных водах и никогда не подвергавшихся воздействию морской воды, столь же эвригалинны, мы провели серию опытов над колюшками, взятыми из прудов Ропшинского рыбного хозяйства и из Онежского озера. К сожалению, моногенетические сосальщики и паразитические раки у этих рыб или совсем отсутствовали, или встречались в незначительных количествах. Поэтому мы могли использовать для экспериментов только триходин.

Как видно из табл. 1, все *Trichodina* с колюшек, пересаженных из пресной воды в морскую соленостью 26‰, не вышли из состояния оцепенения и погибли (табл. 1 и 2).

Т а б л и ц а 1
Состояние *Trichodina domerguei* subsp. *domerguei*
на колюшках, пересаженных из пресной воды
в морскую воду различной солености *

Соленость воды (‰)	Место локализации паразитов	Число подвижных паразитов (в %)			
		до перенесе- ния в мор- скую воду	после помещения в мор- скую воду, время пребы- вания в морской воде		
			10 мин.	1 час	2 часа
26	{ Плавники Жабры	100	0	0	0
		100	0	0	0
13	{ Плавники Жабры	100	0	8—10	100
		100	0	0	8—10
6.6	{ Плавники Жабры	100	0	90—92	100
		100	0	8—10	100

Т а б л и ц а 2
Состояние *Trichodina domerguei* subsp. *domerguei*
на колюшках, пересаженных из пресной воды
в морскую воду с соленостью 13‰

Соленость воды, в ко- торой предварительно находились колюшки	Место локализации паразитов	Число подвижных парази- тов (в %)		
		время пребывания в морской воде с соленостью 13‰		
		10 мин.	1 час	2 часа
Пресная вода	{ Плавники Жабры	0	10—12	100
		0	0	10—15
6.6‰ в течение 1 часа	{ Плавники Жабры	—	90—95	—
		—	8—10	—
6.6‰ в течение 2 час.	{ Плавники Жабры	10—15	—	—
		0	—	—

Триходины с колюшек, помещенных в воду с несколько меньшей соленостью (6.6‰, 13‰), в основной своей части вышли через то или иное время из этого состояния и приобрели способность нормально двигаться (табл. 1).

* В табл. 1—3 мы для каждой пробы брали 10 экз. рыб с заражением не менее 50 экз. паразитов. В контроле до перенесения в морскую воду просматривалось 15 экз. колюшек.

Отмечено, что после пребывания в воде с соленостью в 6.6‰ или 13‰ они, пройдя состояние оцепенения, могли легко приспособиться к существованию в воде соленостью 26‰ (табл. 2). Если колюшки при пересадке в воду с большой концентрацией предварительно выдерживались в двух растворах с концентрацией 6.6‰ и 13‰, их эктопаразиты еще быстрее выходили из состояния оцепенения. Наконец, при пересадке колюшек в соленую воду с недостаточной аэрацией выход эктопаразитов из состояния оцепенения заметно замедлялся (табл. 3).

Т а б л и ц а 3
Состояние *Trichodina domerguei* subsp. *domerguei* на колюшках, пересаженных в морскую воду с 26‰

Соленость воды и продолжительность предварительного пребывания в ней колюшек	Место локализации паразитов	Число подвижных паразитов (в ‰)				
		время пребывания в морской воде с 26‰				
		2 мин.	10 мин.	1 час	2.5—3 часа	13 час.
Пресная вода	{ Плавники Жабры	0 0	0 0	0 0	0 0	100 погибли То же
В течение:						
1 часа, 6.6‰	{ Плавники Жабры	0 0	0 0	8—10 1—2	— —	» » 100
3 час., 6.6‰ и 1 часа, 13‰	{ Плавники Жабры	0 0	66.6 1—2	90—92 66.6	— —	100 100
20 час., 6.6‰ и 10 час., 13‰	{ Плавники Жабры	0 0	33.3 1—2	60 5—10	— —	100 100
2 час., 6.6‰ и при недостатке кислорода 2 час., 13‰	{ Плавники Жабры	0 0	0 0	0 0	8—10 0	— —

Таким образом, специфичные эктопаразиты колюшек, впадая в состояние оцепенения при резком изменении солевого режима, обычно по прошествии определенного времени выходят из этого состояния. Только при очень значительном и резком изменении солевого режима — от пресной воды до солености в 26‰ — эти паразиты погибают. При наличии промежуточных концентраций (воды с соленостью 6.6 и 13‰) они в состоянии приспособиться к жизни и в воде с соленостью 26‰.

Так как в природе возможен только постепенный переход к режиму с большей или меньшей соленостью, то специфичные паразиты колюшек практически могут паразитировать на них в водоеме с любым солевым режимом, допускающим существование в нем этих рыб. Благодаря этому специфичные эктопаразиты колюшек хотя и не столь приспособлены к изменению солевого режима, как их хозяева, но все же достаточно эвригалинны для того, чтобы паразитировать на них как в морях, так и в пресных и солоноватых водах.

Эти опыты хотя и показали на наличие определенной эвригалинности у эктопаразитов колюшки, однако оставили ряд невыясненных вопросов, выяснению которых и посвящена данная статья. Прежде всего надо было определить, какой характер носило состояние оцепенения паразитов.

Известно, что если какие-либо воздействия нарушают нормальные физико-химические и физиологические условия существования клетки, обеспечивающие течение окислительно-восстановительного обмена, то клетка впадает в особое состояние паранекроза, связанное с денатурацией биокolloидов цитоплазмы (Насонов и Александров, 1940).

Индикаторами паранекроза у инфузорий служат окрашивание макронуклеуса витальной краской — нейтральротом и его свечение в темном

поле. Для проверки состояния триходин, впавших в оцепенение при резком изменении солевого режима, мы подвергли их соответствующим исследованиям. К сожалению, у триходин нейтральрот почти с одинаковой интенсивностью окрашивал и венчик крючьев, что лишало нас возможности достоверно проверить факт окрашивания макронуклеуса. Зато в темном поле макронуклеус в отличие от венчика крючьев интенсивно светился. Это обстоятельство позволяет нам с большой долей вероятности утверждать, что триходины при резком изменении солевого режима впадают на некоторое время в состояние паранекроза.

Второй загадкой, возникающей при рассматривании результатов опытов Исакова и Шульмана, было то, что триходины с плавников раньше и в больших количествах выходили из состояния паранекроза, чем триходины с жабр (табл. 1—3). По-видимому, последние находились в худших условиях.

Как известно, рыбы, живущие в морской воде, гипотоничны по отношению к окружающей их среде. Вода, следуя осмотическому градиенту, все время выходит из организма рыбы. Чтобы возместить эту потерю, морские рыбы непрерывно пьют морскую соленую воду. Для удаления солей, которые в большом количестве поступают вместе с водой в организм морской рыбы, служат в первую очередь эозинофильные клетки, расположенные на жабрах (Гинецинский, 1963; Наточин и Бочаров, 1962; Наточин и Крестинская, 1961; Пучков, 1954).

Естественно возникает предположение, что жаберные паразиты рыб, попавшие в соленую воду, в отличие от эктопаразитов с другой локализацией оказываются в ухудшенных условиях. По-видимому, они подвергаются двойному воздействию: внешней среды и сильному подсаливанию со стороны органа, на котором они паразитируют. Для проверки этого предположения мы провели на Камчатке (оз. Дальнее, август 1960 г.) ряд опытов.

В желудок колюшек, сильно зараженных триходинами,¹ мы с помощью пипетки вводили 1.0—1.5 см³ насыщенного раствора хлористого натрия. После этого мы снова помещали их в пресную воду.

Как видно из табл. 4, все триходины на колюшках до проведения опытов были подвижными, независимо от органа, на котором они паразитируют. После введения в организм рыбы насыщенного раствора поваренной соли положение резко изменилось. Подавляющее большинство триходин, паразитирующих на плавниках, сохранило подвижность. В противоположность им заметно преобладающее число триходин, паразитирующих на жабрах, впало в состояние паранекроза, несмотря на то что подопытные рыбы продолжали жить в постоянно сменяющейся пресной воде (табл. 4).

Судя по результатам опыта, воздействие солей, выделяемых жабрами, было настолько сильным, что триходины, паразитирующие на них, не

Т а б л и ц а 4
Состояние триходин с различных органов при введении в желудок насыщенного раствора NaCl

Время	Число просмотренных колюшек	Общее число обнаруженных на них триходин			
		на плавниках		на жабрах	
		подвижных	неподвижных	подвижных	неподвижных
До опыта	10	Свыше 1000	0	Свыше 1000	0
Через 10 мин.	2	39	0	0	106
Через 20 мин.	2	30	5	0	15
Через 40 мин.	2	Свыше 700	2	8	Около 700
Через 1—4 часа	9	178	3	14	380
Через 17—19 час.	10	830	2	9	185

¹ На жабрах встречались *Trichodina domerguei* subsp. *domerguei*, *T. tenuidens* и *T. gasterostei*; на плавниках — *T. domerguei* subsp. *domerguei* и *T. gasterostei*.

вышли из состояния паранекроза даже через 19 часов и, возможно, в конце концов погибли.² По-видимому, выделительная функция жабр оказывает существенное влияние и на паразитов этих органов.

Существенным возражением этим выводам является то, что рыбы могли отгрызнуть раствор поваренной соли, который, попадая при этом на жабры, производил соответствующее воздействие на паразитов этого органа. Это явление, по-видимому, могло иметь место в первые минуты или даже часы после введения насыщенного раствора поваренной соли в желудок рыб. Однако, судя по тому, что желудок рыбы остался раздутым в течение длительного времени, можно предположить, что большая часть раствора осталась в организме рыбы. Если имело место воздействие отгрызнутого раствора соли, то оно было непродолжительным и действовало лишь в первые часы после его введения. Между тем паразиты в течение суток не выходили из паранекротического состояния, хотя рыбы находились в пресной, непрерывно сменяющейся воде. За это время даже пресноводные паразиты, помещенные вместе с хозяевами в морскую воду, успевали выйти из этого состояния (табл. 1—3). Таким образом, паранекротическое состояние триходин уже через 3 часа после введения раствора соли в желудок рыбы можно связывать только с выделением солей эозинофильными клетками, расположенными на жабрах.

Далее мы попробовали воздействовать насыщенным раствором NaCl на триходин и *Ariosoma atoebae*, паразитирующих на плавниках колюшек, пойманных из протоки у Больше-Петровского моста на Крестовском острове в Ленинграде. Мы капали насыщенный раствор NaCl на плавники колюшки и тотчас же помещали рыб в пресную воду. Через 2.5 часа все триходины и апиозомы, встреченные на плавниках, были подвижными. Таким образом, одномоментное воздействие насыщенного раствора NaCl не вызывает длительного паранекротического состояния. Соответственно кратковременное воздействие раствора поваренной соли при отгрыгивании не может оказать существенного влияния на эктопаразитов жабр. Следовательно, основной фактор, воздействующий на эктопаразитов жабр при введении раствора поваренной соли, — это выделение ионов натрия клетками жаберного эпителия.

Однако, чтобы полностью быть уверенными в достоверности наших выводов, мы ввели насыщенный раствор NaCl в полость тела 16 экз. колюшек (12 трехиглых и 4 девятииглых), пойманных из протоки у Больше-Петровского моста на Крестовском острове в Ленинграде. Этим полностью исключалась возможность отгрыгивания насыщенного раствора поваренной соли из желудка.

Раствор вводился колюшкам с помощью шприца непосредственно под брюшную пластинку, чтобы исключить повреждение внутренних органов. В зависимости от размеров рыбы вводилось от 0.3 до 1.5 см³ раствора.

Как видно из табл. 5, и в данном опыте наблюдалась утрата подвижности и, по всей вероятности, гибель большинства триходин, паразити-

Т а б л и ц а 5

Состояние триходин после введения насыщенного раствора NaCl в полость тела

Орган	Число паразитов		Всего
	подвижных	неподвижных	
Плавники	298	15	313
Жабры	9	139	148

² Мы не можем с уверенностью утверждать, являются ли триходины, обнаруженные на жабрах более чем через сутки после эксперимента, особями, вышедшими из состояния паранекроза, или они перешли на жабры с плавников и с поверхности тела.

рующих на жабрах. На плавниках же наблюдалась обратная картина — подавляющее большинство триходин было подвижным. Интересно отметить, что во время этого эксперимента погибли все паразитирующие на жабрах *Apiosoma*. Таким образом, результаты опытов окончательно подтвердили предположение о том, что гибель жаберных эктопаразитов при введении в организм колюшки насыщенного раствора поваренной соли связана с деятельностью клеток, выделяющих избыток солей натрия, а различное состояние эктопаразитов на плавниках и жабрах колюшки находится в прямой зависимости от способа осморегуляции этой рыбы.

Проведенные опыты позволяют сделать ряд выводов в отношении паразитофауны колюшек. У эвригалинных колюшек выработалась группа специфичных паразитов. Это согласуется с мнением Шульмана (1953, 1959), что выработка узкой и строгой специфичности у паразитов способствует наличие каких-либо особенностей в биологии, экологии или физиологии его хозяина. Специфичные паразиты колюшки хотя и менее чем их хозяева приспособлены к резким изменениям солевого режима, но достаточно эвригалинны для того, чтобы паразитировать на них во всех водоемах. При этом для эндопаразитов, по-видимому, большую роль играет хорошая осморегуляторная способность организма колюшки, благодаря чему в нем сохраняется постоянный осмотический режим. Об этом свидетельствуют любезно предоставленные нам данные Г. А. Беляева, по которым осмотическое давление у девятииглых и трехиглых колюшек, находящихся в пресной или морской воде, было почти одинаковым. У девятииглой колюшки, взятой из морской воды (Δ° воды 1.35) в районе острова Лудейный Кандалакшского залива (Белое море), Δ° крови была равна 0.78, у девятииглой колюшки из пресноводного озера (Δ° воды 0.04) Δ° крови была равна 0.80. При пересадке этой пресноводной колюшки в морскую воду (Δ° 1.29) и после выдерживания ее в течение трех суток Δ° крови равнялась 0.78. Аналогичные результаты были получены им у трехиглой колюшки. Две колюшки, взятые из морской воды (Δ° 1.32), имели Δ° крови 0.71 и 0.75. Морская колюшка, находившаяся в течение трех суток в опресненной воде (Δ° 0.10), имела Δ° крови 0.75. Трехиглая колюшка из пресноводного озера (Δ° 0.03) имела Δ° крови 0.76; пересаженная на трое суток в морскую воду (Δ° 0.128) — 0.78.

Что касается эктопаразитов, то, как видно из наших опытов, здесь большую роль играет и эвригалинность самих паразитов. При резком изменении солевого режима эктопаразиты колюшки впадают в состояние оцепенения, которое при проверке, проведенной нами на триходинах, оказалось состоянием паранекроза. Из этого состояния паразиты обычно по прошествии определенного времени выходят, за исключением случаев очень резких изменений солевого режима — от пресной воды до солёности 26‰. Так как таких резких переходов в природе не бывает, а при наличии промежуточных концентраций (например, воды с солёностью 6.6 и 13‰) триходины выходят из состояния паранекроза даже в воде с солёностью 26‰, то в природе они могут практически существовать на своих хозяевах в водоемах с любой солёностью.

Чем чаще эктопаразиты колюшки испытывают влияние солевого режима, тем легче они его переносят и тем быстрее выходят из состояния паранекроза. Триходины, паразитирующие на жабрах, труднее переносят пересадку из пресной воды в солёную, чем триходины с плавников и поверхности тела. Это связано с характером осморегуляции рыб в солёной воде, при которой избытки солей выводятся из организма через жабры, что приводит к дополнительному подсаливанию живущих на этих органах паразитов.

Л и т е р а т у р а

- Г и н е ц и н с к и й А. Г. 1963. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. Изд. АН СССР. М.—Л.: 1—427.
И с а к о в Л. С. и Ш у л ь м а н С. С. 1956. К вопросу об устойчивости некоторых эктопаразитов колюшки к изменениям солевого режима. Тр. Карело-Финск. фил. АН СССР, 4: 68—73.

- Насонов Д. Н. и Александров В. Я. 1940. Реакция живого вещества на внешние воздействия. Изд. АН СССР. М.—Л. : 1—252.
- Наточин Ю. В. и Бочаров Г. Д. 1962. Активация экскретирующих натрий клеток в жабрах горбуши и кеты при их адаптации к жизни в пресной воде. *Вопр. ихтиол.*, 2, 4 (25) : 687—692.
- Наточин Ю. В. и Крестинская Т. В. 1961. Сукциндегидраза и активный транспорт натрия в осморегулирующих органах позвоночных животных. *Физиол. журн. СССР*, 47 (3) : 1306—1313.
- Пучков Н. В. 1954. Физиология рыб. Изд. Пищепромиздат. М. : 1—371.
- Шульман С. С. 1954. О специфичности паразитов рыб. *Зоол. журн.*, 33 (1) : 14—25.
- Шульман С. С. 1958. Специфичность паразитов рыб. В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. М.—Л. : 109—122.
- Шульман С. С. 1959. Паразиты рыб восточной части Балтийского моря. Тр. Совещ. ихтиол. комиссии АН СССР, 9 : 182—183.
- Smith H. 1930. The absorption and excretion of water and salts by marine teleosts. *Amer. J. of Physiol.*, 93 : 480—505.

ON RESISTANCE OF SOME SPECIFIC ECTOPARASITES
OF GASTEROSTEUS TO CHANGES IN THE REGIME OF SALINITY

L. S. Isakov

S U M M A R Y

Ectoparasites of *Gasterosteus pungitius* and *G. aculeatus* die only during their hosts displacement from fresh to marine water of 26⁰/₀₀. Gradual changes in salinity of water cause the condition of paranecrosis, the duration of which depends on the degree of these changes, the frequency of their repetition, and the place of localization of the parasite. Parasitic gill protozoans are less resistant to changes in salinity since they are exposed to additional effect of salts, the excess of which is excreted from the organism through gills. Due to this reason gill parasites of *Trichodina* die from the saturated salt solution introduced into the fishes even if the latter remain to live in fresh water.
